Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile 34: 87-99 1975

Análisis de la cutícula foliar de Nothofagus antarctica (Forst.) Oerst.[1]

PEDRO J. HERNÁNDEZ P.
ALEJANDRO TRONCOSO A. *
VALERIA AZCÁRATE M.

INTRODUCCION

Este trabajo tiene por objeto dar a conocer los rasgos anatómicos fundamentales de la cutícula del limbo foliar de **Nothofagus antarctica** (vulgarmente "nire").

En determinadas condiciones, las improntas foliares preservadas en las rocas sedimentarias conservan adherida una delgada película, que es la cutícula momificada de la hoja. Esta puede ser extraída por medio de técnicas adecuadas, obteniéndose en perfecto estado como en las plantas actuales.

Los análisis de cutícula foliar se han desarrollado en primer término con la finalidad de aclarar problemas taxonómicos anteriormente irresolubles en Paleobotánica. El primer investigador en desarrollar estas técnicas fue NATHORST (1907, 1908; vide además BATHER 1908 y THOMAS 1912), aun cuando ZEILLER en 1882 (citado por NATHORST 1908) ya había realizado observaciones en cutículas fósiles.

Desde el punto de vista estratigráfico, se han obtenido cutículas fósiles en perfecto estado de conservación desde el Devónico, v. gr. **Psilophyton princeps** DAWSON (EDWARDS 1924), lo cual ha aportado valiosa información para interpretar las condiciones en que se desarrollaron las primeras plantas vasculares conocidas.

FLORIN (1926) examina las cutículas de especímenes procedentes del Terciario de la Región del Main, y demuestra, basándose en la comparación con cutículas de plantas actuales, que los ejemplares estudiados correspondían a una Dicotiledónea (**Dicotylophyllum neglectum** FLORIN) y no a una Conífera (**Podocarpus eocaenica** UNGER), como

[1] Este trabajo forma parte del proyecto 53/71, Comisión Central de Investigación Científica de la Universidad de Chile.

* Laboratorio de Paleobotánica y Palinología (Sección Geología). Museo Nacional de Historia Natural. Casilla 787, Santiago de Chile.

lo había determinado ENGELHARDT, utilizando la metodología paleobotánica clásica, es decir, el estudio megascópico de improntas. Este es un ejemplo de la importancia del análisis cuticular para establecer criterios taxonómicos más precisos en el estudio de los fósiles vegetales.

BANDULSKA (1924, 1926, 1931) fue uno de los primeros en hacer estudios comparados de cutículas entre vegetales fósiles y actuales, trabajando en Fagaceae, Lauraceae y Myrtaceae.

El estudio de cutículas fósiles tuvo un rápido desarrollo en Europa y América del Norte. A partir de la década del 20, muchas tafofloras fueron estudiadas y otras revisadas aplicando esta técnica, multiplicándose sobre bases más rigurosas la interpretación de las mismas. Entre los numerosos trabajos publicados, son clásicos los realizados sobre las tafofloras de Bournemouth (BANDULSKA 1923), Scoresby Sound (HARRIS 1926, 1931, 1932a, b, 1935, 1937) y Yorkshire (HARRIS 1961, 1964, 1969). FLORIN (1933, 1934, 1940, 1951) es uno de los primeros en llamar la atención sobre la importancia del análisis cuticular para la sistemática neontológica, al delimitar nuevos taxa en sus trabajos sobre Gimnospermas actuales y fósiles. Han sido precisamente las Gimnospermas uno de los grupos en que más intensivamente se ha trabajado desde el punto de vista de su estructura cuticular, tanto en fósiles como actuales; entre los primeros trabajos se cuentan los de THOMPSON (1912), HOLDEN (1918), FLORIN (1920, 1931) y BANDULSKA (1923).

BANDULSKA (1929) elaboró una técnica que le permitió rescatar pequeños cuerpos esféricos recubiertos de una membrana cuticular en especímenes de **Litsea bournensis** (Lauraceae) del Eoceno, demostrando que tanto en los aspectos morfológicos como en las reacciones químicas hay una notable similitud con el contenido de las glándulas olíferas de **Litsea stocksii** actualmente viviente; este trabajo estableció la posibilidad de vincular ya no solamente la anatomía por comparación con las actuales, sino que, además, demostró la factibilidad de efectuar análisis paleoquímicos en estructuras cerradas por membranas cuticulares fósiles.

La importancia taxonómica del estudio de cutículas foliares en plantas actuales fue puesta de relieve por VESQUE ya en 1882 (vide CARR et al. 1971, p. 189), indicando que en la cutícula "la ornamentación es un excelente carácter específico". MARTENS (1934) realizó una extensa revisión de más de 200 trabajos sobre cutículas que a la época eran muy poco conocidos; otros trabajos de síntesis fueron hechos por METCALFE & CHALK (1950) para numerosas Dicotiledóneas y por VAN COTTHEM (1970) para las Filicópsidas. Posteriormente, y reafirmando el valor de estos estudios para la taxonomía vegetal, pueden citarse entre otros los trabajos de CARR et al. (1971) y MITCHELL (1971), quienes lo hicieron sobre Eucalyptus y Polygonum, respectivamente.

Desde otro punto de vista, el análisis cuticular comparado en plantas actuales puede ser un instrumento de valor para la determinación de los vegetales consumidos por animales herbívoros (HERCUS 1960), lo que daría a esta técnica un valor particular en algunos aspectos de la Medicina Veterinaria.

En América Latina el análisis cuticular solamente se ha desarrollado en Argentina y, exclusivamente, en fósiles vegetales (ARCHANGELSKY 1962), según el conocimiento de los autores. El primer trabajo efectuado por un latinoamericano se debe a MENENDEZ (1956), quien lo hizo sobre ejemplares procedentes del Jurásico del Neuquén. En el Cretácico Inferior de la provincia de Santa Cruz se registran los siguientes trabajos: ARCHANGELSKY (1963a, b, 1964a, b, c, 1967) establece varios taxa nuevos sobre la base de las cutículas foliares; TRAVERSO (1966, 1968) crea dos nuevas especies de Brachyphyllum (Coniferópsida); MENENDEZ (1965) establece un nuevo género basado en la especie **Sueria rectinervis** MENENDEZ, ubicándolo tentativamente, por el tipo de complejo estomático, dentro de las Cycadales; MARTINEZ (1968) mediante el análisis cuticular comparado determina la presencia de tres especies de Microthyriales (Fungi), siendo éstas las más antiguas del orden conocidas desde el punto de vista estratigráfico, según el conocimiento de los autores. En el Terciario de la Provincia de Río Negro, MENENDEZ y CACCAVARI (1966) describen la cutícula foliar de **Araucaria nathorsti** DUSEN, y TRAVERSO (1964) la de **Ginkgo patagonica** BERRY en la provincia de Chubut. En especímenes procedentes del Triásico de Ischigualasto, en la provincia de San Juan, ARCHANGELSKY (1968) describe la cutícula de algunas especies de Dicroidium en un trabajo donde plantea la posible relación de éste con Rhexoxylon; para esta misma localidad, ARCHANGELSKY y BRETT (1963) fundan el género Michelilloa basado en **M. waltoni** ARCHANGELSKY y BRETT.

En vegetales fósiles chilenos, sólo dos investigadores extranjeros han trabajado con esta técnica, aportando en ambos casos valiosa información tanto desde el punto de vista taxonómico como estratigráfico. FLORIN (1940) estudia las cutículas de las Coníferas fósiles del Terciario de Arauco-Concepción, creando **Podocarpus araucoensis** (BERRY) FLORIN sobre material determinado por ENGELHARDT (1905) ex-parte, como **Sequoia chilensis** ENGELHARDT y **Araucaria araucoensis** BERRY (1922) del Eoceno de Coronel; funda también **Podocarpus inopinatus** FLORIN sobre material de **S. chilensis** ENGELHARDT (1891, 1905, ex-parte) de sedimentitas del Eoceno de los departamentos de Lota y Coronel. Asimismo, crea el género **Coronelia** basado en **Coronelia molinae** FLORIN, utilizando el análisis cuticular en todos estos casos, lo que, entre otras cosas importantes, permitió elucidar claramente la posición taxonómica del material trabajado por los autores anteriores y aclarar problemas paleofitogeográficos que se presentaban con la supuesta presencia de **Sequoia** en Chile (REICHE 1900, BERRY 1938).

ARCHANGELSKY (1970, comunicación personal) estudia las cutículas de vegetales fósiles de la Sección Inferior (Continental) de la Formación Springhill de la Cuenca de Magallanes, determinando la presencia y describiendo los caracteres de las cutículas de: **Ticoa n. sp.**; **Otozamites sanctae-crucis** FERUGLIO; **Zamites aff. gigas** (LINDL. et HUTTON) MORRIS; **Ptilophyllum cf. longipinnatum** MENENDEZ; **P. cf. antarcticum** (HALLE) SEWARD; **Brachyphyllum feistmanteli** (HALLE) SAHNI, llegando a la conclusión de que esta tafoflora puede asignarse tentativamente al Titoniano (Jurásico más alto) "sensu latu".

ARCHANGELSKY y BALDONI (1972) introducen en el Hemisferio Sur el uso del Microscopio Electrónico de Barrido en el estudio de cutículas fósiles, al revisar las Bennettitales de la Formación Baqueró (Argentina).

No hemos encontrado citas bibliográficas específicas sobre estudios de cutículas foliares de plantas actuales de autores latinoamericanos, a pesar de su reconocido valor para la taxonomía vegetal (MITCHELL 1971).

METCALFE & CHALK (1950) elaboran una clasificación para los tipos de complejos estomáticos conocidos en las Dicotiledóneas. VAN COTTHEM (1970) publica una monografía sobre análisis cuticular en Filicópsida, ampliando la clasificación de METCALFE & CHALK (Op cit.).

Con este trabajo los autores inician una serie que abarcará el estudio de los diferentes taxa de **Nothofagus** de América del Sur, con la finalidad de servir de apoyo para el desarrollo del estudio de las tafofloras del Cretácico Superior y Cenozoico australes. Correlativamente, se aportará a la solución de algunos problemas taxonómicos que se presentan en neontología de dicho taxon.

En este trabajo se introduce en forma preliminar el uso de la luz polarizada (microscopio petrográfico), que da la posibilidad de definir algunos aspectos del ordenamiento molecular de los tricomas y otros rasgos de la cutícula foliar.

MATERIAL Y METODOS

Para el estudio de las cutículas foliares de **Nothofagus antarctica** (FORST.) OERST., se utilizó material colectado en el Herbario del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago de Chile (SGO.).

Para cada espécimen se indica el número de referencia y la localidad correspondiente (ex "schedule"); estas referencias y datos complementarios se dan para el conjunto de las preparaciones (ver Cuadro 1). El material queda depositado y registrado en la microteca del Laboratorio de Paleobotánica y Palinología de la Sección Geología del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago de Chile (Sigla: SGO. Pm.Pb). Los ejemplares estudiados proceden de 12 localidades distribuidas a lo largo de Chile entre los paralelos 35° 14' y 53° 10' S (ver Fig. 1), siendo representativas del área de dispersión conocida del taxon en Chile. En el cuadro 1 se detallan la ubicación geográfica y las coordenadas aproximadas de cada localidad.

Las hojas fueron maceradas con mezcla de SCHULTZE (HNO_3 : $KClO_3$=1:1) en períodos variables de tiempo, lavadas con agua corriente y limpiadas bajo microscopio estereoscópico con un pincel fino; teñidas con safranina en medio acuoso y montadas en gelatina-glicerina con safranina, según fórmula de Kaiser (LANGERON 1921: 490), utilizando gelatina en polvo en lugar de planchas.

Para la observación se utilizó el siguiente instrumental óptico: Dynazoom fotobinocular Bausch & Lomb con fase contrastada, Laborlux Petrográfico Leitz Wetzlar, Stereozoom SK Bausch & Lomb y Ortholux con Ortomat Leitz para microfotografía. Las mediciones se hicieron con micrómetro incluido en ocular Leitz X10, manteniéndose el Dynazoom en X1.

CUADRO 1

Materiales

Localidad	Ubicación	Nº Herbario SGO	Colector	Determinador	Observaciones	Nº Microteca SGO Pm Pb Cara adaxial	Cara abaxial
Fuentes Río Claro (Talca)	35° 14'-71° 10'	063378	F. Philippi	C. Muñoz P.	Det. como N.a. var. uliginosa	520-522-523-524	521-525
Cordillera de Nahuelbuta	±37° 47'-73° 02'	063380	G. Domínguez	C. Muñoz P.		558-560	556-557-559
Cordillera de Nahuelbuta	ibid.	057291	E. Kausel 521	E. Kausel	"Hualo". Soc. + Araucaria. 1000 m.	788-789	786-787-790
Termas de Tolhuaca (Malleco)	38° 14'-71° 44'	068964	E. Kausel	E. Kausel	En mallín a 960 msnm	777	776-778-779-780
Puesco (Cautín)	39° 34'-71° 34'	038490	ex Herb. Phil.	C. Muñoz P.	En cojín zarzas	554-555	552-553
Catamutún (Valdivia)	40° 08'-73° 05'	063386	F. Philippi	C. Muñoz P.	Det. como N. a. var. uliginosa	533-534	535-536
Entre Osorno y Puyehue (Osorno)	±40° 38'-72° 50'	057284	E. Kausel 1051	E. Kausel	En un "ñadi"	792-793-795-796	791-794
Río Palena (Chiloé)	43° 50'-72° 21'	063385	R. Montagnei	C. Muñoz P.		566-568	567-569
Lago San Martín (Aysén)	48° 49'-72° 45'	057281	A. Grosse 21 (ex Herb. Kausel)	C. Muñoz P.	Det. N. a. var. uliginosa. 300 m.	781-782-783-784	785
Puerto Gray (Magallanes)	48° 55'-74° 20'	078354	S. F. Anliot 6074	S. F. Anliot	Arbol pequeño, 3-4 m. talla	551	547-548-549
Puerto Edén (Magallanes)	49° 08'-74° 25'	078353	S. F. Anliot 6075	S. F. Anliot	Arbusto 1 msnm en la turbera	528-530-531-532	526-527-529
Punta Arenas (Magallanes)	53° 10'-70° 54'	063392		C. Muñoz P.	Det. N. a. var. uliginosa	571-572-573	570

Nota: Al dar la ubicación geográfica, se indica primero la latitud Sur y luego la longitud Oeste de cada localidad.

La densidad de pelos y glándulas se obtuvo midiendo sobre una superficie de 0.5 $mm.^2$ con objetivo de contraste de fase X10 16 mm 0.25 B. & L; esta superficie abarca un 28% del campo visible. Para obtener la De expresada en unidades/mm^2, se proyectó la superficie anteriormente indicada a 1 mm^2; para chequear estas De se utilizó el Stereozoom SK, tomando 6 campos al azar de 1 mm^2 cada uno, colocando por debajo del portaobjetos con la cutícula un papel milimetrado y midiendo sobre los cuadrados de 1 mm de lado la De en la forma que se indicó anteriormente; la determinación de la De de estomas se obtuvo utilizando un objetivo de contraste de fase X43 4 mm 0.65 B. & L, censando cada medida sobre una superficie de 0,026 $mm.^2$, extrapolándose, como en el caso anterior, a 1 mm^2 para expresar en unidades homogéneas de medida todas las De. Para cada localidad se contaron 10 campos.

Las microfotografías se tomaron con Ortomat Leitz montado en Ortholux, utilizando: ocular X10 y objetivos PHACO 40/0.65 y 10/0.25 siempre con fase contrastada; se utilizó película de 35 mm Kodak Panatomic X 16 DIN.

Para la descripción de los complejos estomáticos se ha utilizado la nomenclatura indicada por METCALFE & CHALK (1950) y por VAN COTTHEM (1970); el resto de los caracteres de la cutícula se ha descrito en general con la terminología sugerida por el CIMP DOUBINGER et al. (1964). En todo caso, debe tenerse presente que, cuando en el análisis cuticular se habla de "células" en las cutículas, en realidad en la mayoría de los casos se trata de improntas esculturadas por las células epidérmicas en ellas.

DESCRIPTIVA

Nothofagus antarctica (FORST.) OERST.

In Vidensk. Selsk. Skr. 9: 354. 1873

Fagus antarctica FORST. f. in comm. Gotting 9: 24. 1789
Fagus uliginosa PHIL. ex ADC. in DC Prodr. 16 (2): 120. 1864
Fagus antarctica var. **uliginosa** (PHIL. ex ADC) ADC loc. cit.
Calucechinus antarctica HOMBR. et JACQ. ex DECNE Bot. Voy. Astrol. et ZD.: 19. 1853
Calucechinus montagnei HOMBR. et JACQ. loc. cit.
Nothofagus montagnei (HOMBR. et JACQ.) REICHE Beitr. zur Kenntn. Chile Buchen: 12. 1897

Nombres vulgares: "ñirre", "nire", "roble", "anís".

Distribución geográfica y principales asociaciones.

Exclusivamente en Chile y Argentina.

En Chile, desde Curicó (MUÑOZ PIZARRO 1957) hasta el Cabo de Hornos (Mapa 1), en la Cordillera de los Andes y en las partes más elevadas de la Cordillera de la Costa (Cordilleras Pelada y de Nahuel Buta). Generalmente en manchas puras, a veces con **Nothofagus pumilio** (POEPP. et ENDL.) KRASSER ("Lenga") en bosques de **Araucaria araucana** (MOL.) C. KOCH ("Pehuén"); muchas veces en terrenos húmedos (ñadis) y zonas de fuerte viento. "En el centro y sur es un arbusto o árbol bajo; desde Llanquihue hasta la Tierra del Fuego, árbol elevado de 20 a 25 m de altura" (MUÑOZ PIZARRO, op. cit.). Se encuentra en la Selva Lluviosa Valdiviana (HAUMAN 1913); debe tenerse en cuenta que dicha selva no debe considerarse homogénea desde el punto de vista fitogeográfico, debido a que la caracterización como Selva Lluviosa templada debe restringirse a la franja basal libre de ectótrofos (SINGER y MOSER 1965), porque en conjunto la Selva Lluviosa está parcialmente dominada por ectotrofis (SINGER y MORELLO 1962; SINGER 1963), mientras que en parte es anectotrófica. Lo anterior debe tenerse en cuenta en cuanto a la distribución del taxon tratado, porque **Nothofagus**, en su conjunto, pertenece al grupo de los árboles ectótrofos en toda su área de distribución, que es exclusivamente meridional (VAN STEENIS 1953, 1957, 1971).

En Argentina merece una particular atención la posición que ocupa este taxon (DIMITRI 1972) dentro de la Región Antártica (=ex Región Austral sg. CABRERA 1951); dentro del Dominio Subantártico, Provincia Subantártica, según el esquema fitigeográfico de CABRERA (1971). Dicha provincia fitogeográfica se divide en cuatro distritos y abarca los Andes Australes, aproximadamente, desde los 37° S. hasta el Cabo de Hornos en Chile. **Nothofagus antarctica** está presente en los cuatro distritos. En el Distrito del Bosque Caducifolio, que se extiende por el borde oriental de Neuquén a la Tierra del Fuego, el **N. antarctica**, junto con el **N. pumilio** y el **Austrocedrus chilensis** (D. DON) FLORIN et BOUTELJE ("Ciprés"), constituyen bosques mixtos o con dominancia de uno de ellos; la dominancia neta del **N. antarctica** se produce habitualmente en los lugares bajos y húmedos. Las tres especies caracterizan desde el punto de vista fitogeográfico el distrito. En el Distrito Valdiviano, que es el más húmedo de la Provincia Subantártica y que en Argentina posee un área estrecha y discontinua en zonas limítrofes con Chile (Neuquén, Río Negro y Chubut), se caracteriza por el **N. dombeyi** (MIRB.) BLUME ("Coihue"), a veces asociado

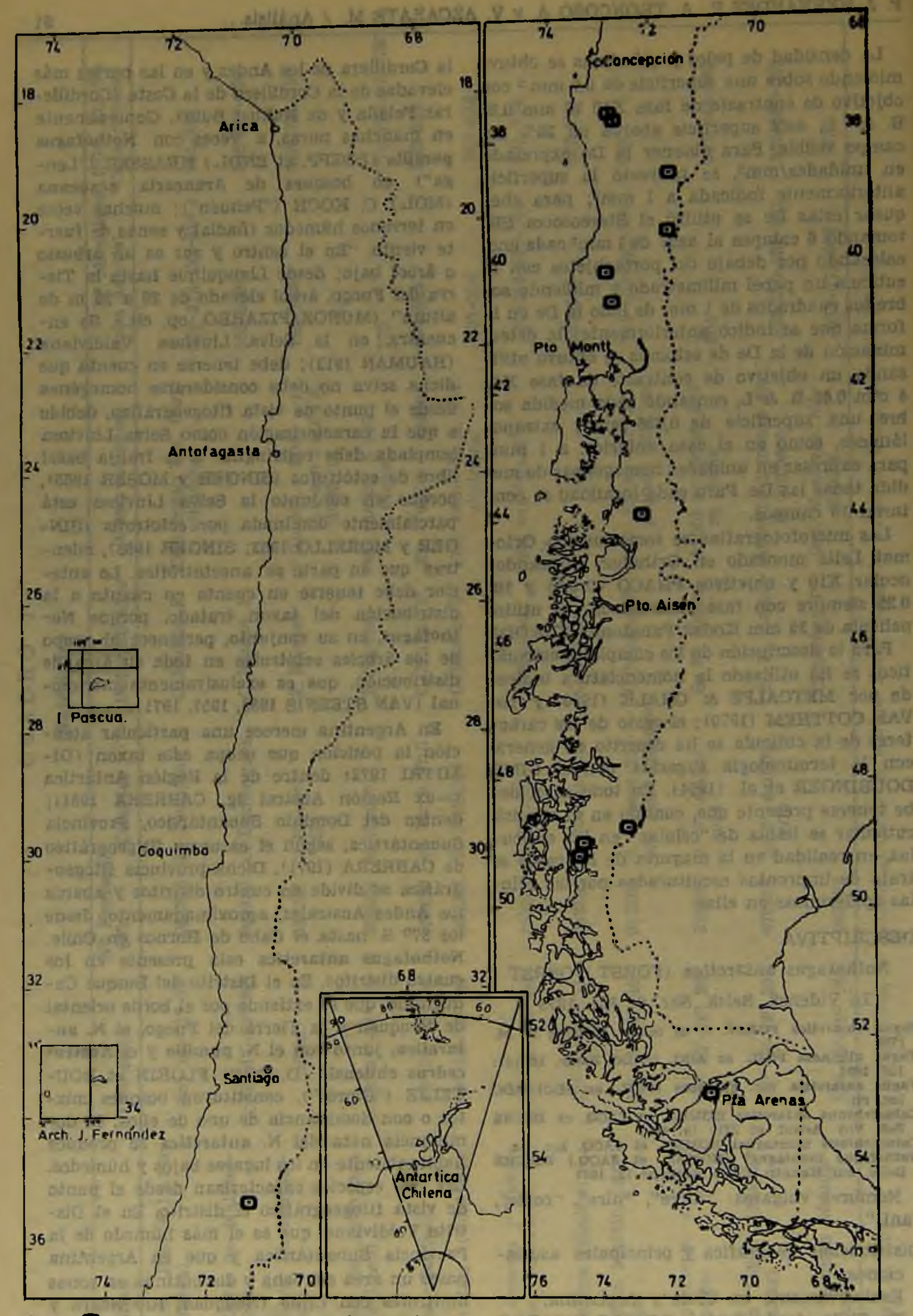


Fig. 1 ▣ Localidades de procedencia de las muestras.

con **N. antarctica** y **Eucriphia cordifolia** CAV. ("Ulmo") en las zonas bajas. Aparecen en el distrito algunos bosques de **N. dombeyi** asociado, a veces, con el **N. antarctica** o con el **Austrocedrus chilensis**, y en los lugares elevados, con el **N. pumilio**. En el Distrito Magellanico, la comunidad clímax es el bosque de **N. betuloides** (MIRB.) BLUME ("Coihue de Magallanes", "guindo", "ouchpaya"); lo acompaña el **N. antarctica** o el **N. pumilio**. En el Distrito del Pehuén, el bosque clímax es de **Araucaria araucana**, que suele estar asociada con **N. antarctica** y **N. pumilio** (CABRERA 1951: 61).

Según TORTORELLI (1956), el **N. antarctica** hacia el límite Norte de su distribución en Argentina es preferentemente arbustivo, mientras hacia el Sur adquiere porte arbóreo.

Descripción megascópica de la hoja

Hojas caducas de textura delgada, aovado-redondeadas a oblongas, a menudo sublobuladas, 1.5-4.5 cm long. x Ca. 1-1.5 cm ancho. Margen irregularmente dentado-aserrado, con más de dos dientes entre cada par de venas consecutivas. Venas primarias 8-10, pennadas; ángulo de inserción agudo entre 40°-60°, siendo lo más común entre 45°-50°, muy notorias en la cara abaxial; hacia la base son generalmente subopuestas, tornándose alternas hacia el ápice, no del todo paralelas, a veces ramificándose subapicalmente; venas secundarias y de orden "n" generalmente poco notables.

Descripción de la cutícula foliar

Hoja hipostomática. Presenta pelos y glándulas con De variables en ambas caras; los pelos pueden ser más abundantes en una u otra cara; las glándulas presentan una mayor densidad en la cara adaxial.

Cara adaxial.— Células epidérmicas poligonales, de paredes rectas. La arquitectura general de esta superficie está marcada por las venas de distinto orden que conforman diversos retículos y por espacios encerrados por dichas venas (espacios interreticulares) (Fig. 2).

Células de la vena media de forma rectangular, elongadas y de paredes gruesas, acentúandose estas características hacia la base de la hoja. Las células de venas secundarias a las de venas de orden "n" en una transición de: 4-(5)-6 lados, en todos los casos de paredes más gruesas que las interreticulares, de menor ancho y con una ordenación más regular y un tanto o mucho más elongadas que éstas; su tamaño oscila entre 27 - 41 u* long. x 12-16 u (excepcionalmente 21 u) de ancho. Con respecto a las células de la vena media, presentan una menor ordenación y un ancho mayor que éstas. Células de los espacios interreticulares más o menos isodiamétricas, predominantemente de 6 lados, hasta de 5 (raro de 4), de ángulos más bien redondeados, de paredes más delgadas que las de las células epinervias, aun cuando sus paredes anticlinales, en algunos casos, manifiestan distinto grado de engrosamiento; su ancho es mayor que el de las epinervias, y los tamaños se ubican entre 21 - 56 u long. x 21 - 35 u ancho (Fig. 3).

Observadas con luz polarizada, las células epinervias de la cara adaxial son las que más se destacan, existiendo diferente orientación de los retículos cristalinos entre el lumen y las paredes celulares. En la cara abaxial, en muchos casos, no se observa una definida anisotropía óptica en el lumen de las epinervias. En las células interreticulares se observa débil anisotropía óptica en las paredes, mientras que en los lúmenes hay variación desde una débil anisotropía a isotropía manifiesta.

Los pelos son unicelulares y se ubican preferentemente en las zonas sobre las venas, siendo mayor la De a medida que disminuye el orden de las venas, con un máximum en la vena principal y un mínimum en los espacios interreticulares. Son simples, cónicos, de ápice agudo, rectos, provistos de un canal longitudinal que se prolonga por la base hacia su inserción en la epidermis; de diámetro menor en el ápice, donde termina en una estructura "cono en cono" para ir aumentando paulatinamente hacia la base donde alcanza su diámetro máximo.

La inserción es un cuerpo hemisférico (ensanchamiento basal del pelo) sobre una convergencia de células epinervias o interreticulares, en las que las paredes próximas al pelo están engrosadas. En algunos casos sólo aparece esta estructura como inserción; sin embargo, en otros es posible ver una configuración actinocítica que sobresale levemente y que sirve para la implantación de la base hemisférica. En la vena principal, la De de pelos decrece de la base al ápice foliar. En un mismo campo es posible ver pelos en diferentes estadios de desarrollo, que topográficamente no siguen un modelo determinado. La longitud máxima de los pelos es de 270 u, siendo lo más común entre 70 - 120 u. Los pelos de la cara adaxial son ópticamente anisótropos, no existiendo entre ellos marcadas diferencias en lo

* La letra u en el texto corresponde a μ = micrones.

referente a ese carácter; los de la cara abaxial, en cambio, presentan la característica de que aquellos de mayor longitud poseen una notoria anisotropía que los hace diferenciables del resto, que se comportan como en la cara adaxial. En general, la base del pelo es refringente, en tanto el canal interno muestra distinta refringencia que el resto (Fig. 4).

Las glándulas corresponden, según LANGDON (1947), a papilas resiníferas; son procesos mamiliformes que sobresalen levemente de la epidermis. Su diámetro varía entre 60 - 130 u, siendo lo más común entre 60 - 85 u; sus células son pentagonales, isodiamétricas y menores que las epidérmicas (10 x 10 u). Su inserción está generalmente asociada a venas o, a lo menos, a células interreticulares de paredes gruesas y alargadas que irradian de ella (Fig. 5). Para la observación de células de la glándula se debió utilizar material poco oxidado, puesto que en caso contrario se destruyen las paredes de la célula, quedando sólo visibles la membrana cuticular de la papila y pequeñas esferas formadas posiblemente por resinas o aceites. A la luz polarizada, estas glándulas muestran anisotropía en varias direcciones, debido posiblemente a una diferente disposición de las paredes celulares que la constituyen.

Los engrosamientos que irradian de la base de los pelos y glándulas (paredes celulares engrosadas de células circundantes) presentan anisotropía óptica.

En la cara adaxial la De de pelos varía entre 0 - 96/mm^2 (la variación en un solo individuo; sin embargo, no es mayor a 60/mm^2). El promedio de De es 3.8 - 63.8/mm^2 (Cuadro 2); el promedio general es de 27.11/mm^2. La De de glándulas varía entre 0 - 8/mm^2, con un promedio de 0 - 3/mm^2 en las diferentes muestras consideradas y promedio general de 1.98/mm^2 (la De = 0/mm^2 no indica la inexistencia de glándulas en la hoja, puesto que en todos los ejemplares examinados se detectó la presencia de glándulas, debiéndose la aparición de 0 al tamaño de la muestra considerada).

Cara abaxial. — Su aspecto general está determinado por las células epinervias que constituyen un retículo que enmarca los conjuntos de complejos estomáticos. Las células siguen, a grandes rasgos, los caracteres de la cara adaxial; sin embargo, se distinguen de ésta por la mayor diferencia de grosor y forma entre las células epinervias e interreticulares, siendo más engrosadas y elongadas las epinervias, y por el menor tamaño de sus células interreticulares, que incluso se hacen menores que las epinervias. Las dimensiones de las interreticulares varían entre 21 - 28 micrones, mientras que las epinervias están en el rango de 28 - 56 micrones long. x Ca. 19 micrones.

En cuanto a pelos y glándulas, son los mismos caracteres ya enunciados para los de la cara adaxial (Fig. 6). Los pelos mantienen la misma disposición que en la cara adaxial; su De varía entre 0 - 86/mm^2, y los promedios por localidad entre 2,4 - 72,4/mm^2; el promedio general es de 20,13/mm^2; la De de las glándulas varía entre 0 - 10/mm^2, y los promedios por localidad entre 0 - 5.6/mm^2; el promedio general es de 3.42/mm^2.

Los estomas poseen un tamaño que varía entre 15 - 36 micrones long. x 15 - 30 micrones ancho y su De fluctúa entre 152 - 532/mm^2, con promedios por localidad entre 247 - 414/mm^2, con un promedio general de 327,43/mm^2, encontrándose irregularmente distribuidos en los espacios interreticulares. La posición del estoma es faneropórica levemente hundida. El complejo estomático es predominantemente actinocítico; pero se observa también la existencia de complejos anomocíticos, que parecen corresponder a zonas de desorden del sistema por causas que ignoramos. El número de células subsidiarias presentes en cada complejo varía de 5 a 9; sobre 260 medidas se obtuvo los siguientes porcentajes: 5=12.30% - 6=38,84% - 7=35,38% - 8=13,07% - 9=0,38% (Fig. 7).

Zona de transición adaxial-abaxial.— Es poco aparente y sólo puede ser caracterizada por un gradual empequeñecimiento celular y adelgazamiento de la pared, aun cuando algunos grupos celulares de la cara adaxial parecen continuarse en las venas de la superficie abaxial. Además se nota una tendencia a la forma tetragonal de sus células y un ordenamiento semejante al de una vena.

Grosor de las venas.— La vena principal en la cara adaxial, hacia la parte sub-basal, tiene entre 12 a 15 hileras de células de ancho; en la región media de su recorrido, de 6 a 8, y en la parte apical hasta 3, o sea, que hay una disminución gradual del ancho desde la parte basal a la apical; no obstante, es notorio que en la mayor parte de su recorrido predomina un ancho de 6 a 8 hileras de células. Las venas de orden 2, en su nacimiento, miden comúnmente de 2 a 4 hileras y llegan en algunos casos hasta 5. Las venas de orden superior terminan siendo poco aparentes y de 1 hilera de ancho.

En la cara abaxial, las venas de orden 1 tienen hasta 70 hileras en la parte sub-basal; en la parte media, entre 18 y 32, y hacia el ápice

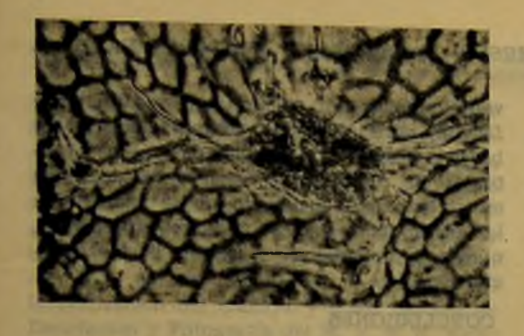


Fig. 2 Cara adaxial: células epidérmicas.

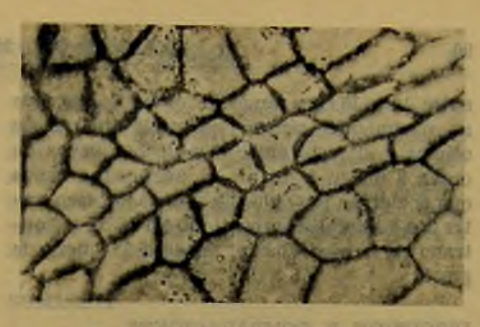


Fig. 3 Cara adaxial: células de la vena media.



Fig. 4 Cara adaxial: detalle de pelo.



Fig. 5 Cara adaxial: glándula

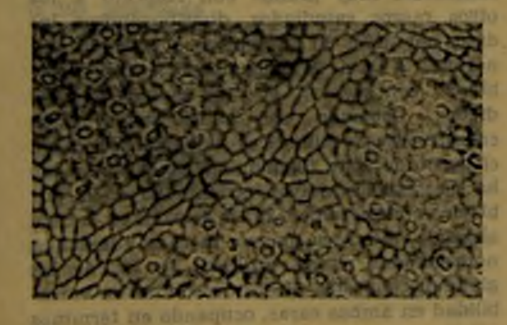


Fig. 6 Cara abaxial.

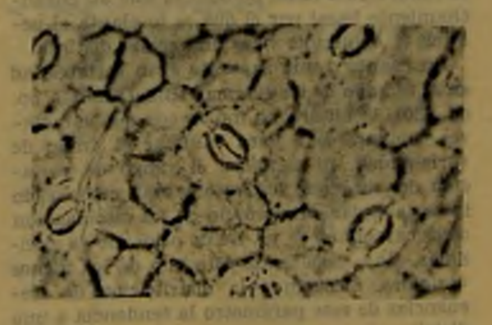


Fig. 7 Cara abaxial: detalle del complejo estomático.

entre 12 a 18. Las venas de orden 2, cerca de su nacimiento, poseen hasta 28 hileras de células y el resto entre 6 y 12. Las venas de orden 3 miden 8 hileras de ancho. Las venas que encierran los nidos de estomas poseen entre 3 y 4 hileras, raramente 2. No se ha encontrado en la cara abaxial venas de 1 hilera de grosor.

DISCUSION Y COMPARACIONES

BANDULSKA (1924, p. 430) describe e ilustra la cutícula foliar de **Nothofagus antarctica** FORST. var. **uliginosa** ADC, taxon basado en **Fagus uliginosa** PHIL. ex ADC, que ha sido sinonimizado a **Nothofagus antarctica** (FORST.) OERST. (VAN STEENIS 1953, p. 335). El taxon referido por la autora es, sin duda, **N. antarctica** (FORST.) OERST.

En el trabajo mencionado la autora describe la presencia de pelos bicelulares, formados por una célula basal bulbosa ("bulbous basal cell") y otra terminal alargada, de paredes fuertemente engrosadas. A través de una microfotografía (op. cit. lám. 39, Fig. 7), intenta demostrar esto, y lo demuestra en un dibujo (op. cit. 430, Fig. 5); sin embargo, en la microfotografía los pelos aparecen tan oscuros que no es posible observar nada más que el aspecto general, sin aclarar nada sobre el número de células que lo conforman. De acuerdo con lo observado e ilustrado por los autores del presente trabajo (ver Fig. 1 c), dicha interpretación es errónea, puesto que los pelos son unicelulares y aquello que BANDULSKA interpreta como célula basal bulbosa es sólo un ensanchamiento basal por el que se implanta el pelo en la epidermis y no una célula distinta.

En cuanto a una supuesta gran variabilidad en el tamaño de los estomas (BANDULSKA op. cit. 430), la autora no indica con qué caracteres comparó éste para calificar el grado de variabilidad, ni tampoco el rango de variación del carácter; los autores han comparado la variabilidad del tamaño de los estomas con otros caracteres (v. gr. De de pelos, De de glándulas, etc.), resultando éste uno de los menos variables, mostrando la distribución de frecuencias de este parámetro la tendencia a una distribución normal. Por otro lado, el promedio del ancho de los estomas es, según nuestras mediciones, de 21.5 u, en tanto que para BANDULSKA (op. cit.) es de 25 u.

En líneas generales, la descripción de BANDULSKA, fuera de los principales errores de interpretación que hemos señalado, coincide en algunos aspectos con lo que hemos observado; pero es tan sumaria que resulta insuficiente para establecer comparaciones sobre bases rigurosas con especímenes fósiles o actuales. En este sentido, se debe destacar que en el trabajo mencionado no se cuantifican las observaciones ni se indican procedencia, número y ejemplares en que se basó la descripción.

CONCLUSIONES

A pesar de haberse muestreado una cantidad grande y bien distribuida de diferentes localidades a lo largo del área de distribución de la especie en Chile, sólo se ha considerado un individuo por localidad, lo cual, según nuestro criterio, no permite establecer inferencias sobre una base adecuada acerca de relaciones entre los caracteres medidos y la ubicación geográfica del individuo considerado; otro factor limitante consiste en que los ejemplares de herbario, generalmente, poseen datos de etiqueta poco detallados acerca de las características del lugar de colecta y de la fenología de los individuos muestreados.

No obstante las limitaciones anteriormente expuestas, el conjunto de las muestras estudiadas configura un universo restringido pero suficiente, a nuestro criterio, para evidenciar algunos hechos de importancia desde el punto de vista de las características numéricas de daterminadas estructuras de la cutícula foliar de **Nothofagus antarctica** (FORST.) OERST. En este análisis de los caracteres estudiados, en primer término, resalta que tanto el ancho como el largo de los estomas muestra una constancia muy grande con respecto a los otros rasgos estudiados, distribuyéndose los datos obtenidos en una curva que tiende a la normal; la De de estomas muestra poca variabilidad con respecto a otros elementos estudiados, debiendo ser consideradas estas características numéricas importantes desde el punto de vista taxonómico. El carácter que ha mostrado la mayor variabilidad en la población considerada es la De de pelos en la cara abaxial, mientras que en la cara adaxial es notoriamente menos variable; la De de las glándulas muestra un grado similar de variabilidad en ambas caras, ocupando en términos relativos una posición intermedia entre los caracteres muy constantes y los muy variables.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar sus agradecimientos a las siguientes personas e instituciones: Sra. NELLY MATTASSI, quien preparó las cutículas para su estudio; a los Dres. OLGA

PIZARRO y RENE SOTOMAYOR, por haber facilitado el material óptico para microfotografía, y al Dr. WLADIMIR HERMOSILLA, por la revisión del manuscrito. Al Museo Nacional de Historia Natural (M. N. H. N.) y al Departamento de Ciencias Naturales y Exactas, Sede Santiago Sur de la Universidad de Chile, por las facilidades brindadas para la realización del trabajo, y a los talleres de Decoración y Fotografía del M. N. H. N., quienes prepararon las láminas.

RESUMEN

Se han estudiado las cutículas foliares de ejemplares de **Nothofagus antarctica** (FORST.) OERST., procedentes de 12 localidades distintas, representativas de su distribución en Chile. Las observaciones realizadas pueden resumirse como sigue:

1. Células epidérmicas poligonales (tetra-penta-hexagonales), de paredes rectas, tanto en cara adaxial como abaxial.
2. Presencia de pelos unicelulares simples y de glándulas pluricelulares en ambas caras, en De variables.
3. Hoja hipostomática, faneropórica. Estomas en De variable. Complejo estomático actinocítico, en algunos casos anomocítico.
4. Se establecen los valores numéricos de De de pelos, aparatos estomáticos y glándulas.
5. Se expresan cuantitativamente las dimensiones de los elementos antes mencionados.
6. Se estudia preliminarmente el comportamiento de las diferentes estructuras frente a la luz polarizada.

El conocimiento adquirido permite caracterizar adecuadamente la cutícula foliar de una especie del género **Nothofagus**, que puede servir como marco de referencia para el análisis cuticular comparado dentro de los taxa, tanto fósiles como actuales, pertenecientes a la familia Fagaceae.

SUMMARY

The leaf cuticle of **Nothofagus antarctica** (FORST.) OERST. specimens from 12 different localities within its distribution in Chile have been studied. The observations can be summarized as follows:

1. Epidermal cells polygonal (tetra-penta-hexagonal), with straight walls on both adaxial and abaxial surfaces.
2. Presence of simple unicellular hairs and multicellular glands with variable densities on both surfaces.
3. Leaf hypostomatic, phaneropore. Variable density of stomata. Stomatal complex predominantly actinocytic, in some cases anomocytic.
4. The densities of hairs, stomatal complexs and glands are presented here.
5. The dimensions of the aforementioned structures are presented.
6. A preliminary study was made of the appearance of the different structures when observed with polarized light.

The information provides a model of **Nothofagus antarctica** leaf cuticle that can serve as a frame of reference for further comparative cuticular analyses of taxa, wether fossil or living, of the **Fagaceae**.

BIBLIOGRAFIA

ARCHANGELSKY, S.

1962 Conceptos y métodos en Paleobotánica. Fac. Cs. Nts. y Museo de La Plata, Ser. Técnica y Didáctica 9: 1-34.

1963 a A new Mesozoic Flora from Ticó, Santa Cruz Province, Argentina. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.). Geology 8 (2): 47-92.

1963 b Notas sobre la Flora fósil de la zona de Ticó, Provincia de Santa Cruz. 2. Tres nuevas especies de Mesosingeria. Ameghiniana 3: 113-122.

1964 a Notas sobre la Flora fósil de la zona de Ticó, Provincia de Santa Cruz. 3. **Ruflorinia pilifera** n. sp.; 4. **Equisetites** sp. Ameghiniana 3: 221-226

1964 b Notas sobre la Flora fósil de la Zona de Ticó, Provincia de Santa Cruz. 5. **Sphenopteris** cf. **goepperti** Dunker; 6. **Cladophlebis** sp. Ameghiniana 3: 280-284.

1964 c Cutinized fern-like fronds from the lower Cretaceous of Patagonia. Argentina. Abstracts 10th. Intern. Bot. Congr. Edinburgh: 25.

1967 Notas sobre la Flora fósil de la zona de Ticó, Provincia de Santa Cruz. 8. Seis nuevas especies del género **Sphenopteris**. Ameghiniana 5: 149-157.

1968 Studies on triassic fossil plants from Argentina. IV. The leaf genus **Dicroidium** and its possible relation to **Rhexoxylon** stems. Paleontology 11 (4): 500-512.

ARCHANGELSKY, S. y A. BALDONI

1972 Revisión de las Bennettitales de la Formación Baqueró (Cretácico inferior), Provincia de Santa Cruz. I. Hojas. Rev. Mus. La Plata (NS). Paleontología 7: 195-265.

ARCHANGELSKY, S. y D. W. BRETT

1963 Studies on triassic fossil plants from Argentina. II. **Michelilloa waltonii** nov. gen. et sp. from the Ischigualasto Formation. Ann. Bot. N.S. 27: 147-154.

BANDULSKA, H.

1923 A preliminary paper on the cuticular structure of certain Dicotyledonous and Coniferous leaves from the Middle Eocene Flora of Bournemouth. Journ. Linn. Soc. Bot. 46: 241-269.

1924 On the cuticles of some recent and fossil Fagaceae. Journ. Linn. Soc. Bot. 46: 427-441.

1926 On the cuticles of some fossil and recent Lauraceae. Journ. Linn. Soc. Bot. 47: 383-425.

1929 Secretory cell in a fossil leaf. Ann. Bot. 43: 203-204.

1931 On the cuticles of some recent and fossil Myrtaceae. Proc. Linn. Soc. London 143: 6-7.

BATHER, F. A.

1908 Nathorst's methods of studying cutinised portions of Fossil Plants. Geol. Mag. N.S. Dec. 5 (5): 454-459.

BERNAH, L. E.

1940 Las hayas australes o antárticas de Chile. 43 pp. Ed. Ercilla, Santiago de Chile.

BERRY, E. W.

1922 The Flora of the Concepción-Arauco coal measure of Chili. John's Hopkins Univ. Stud. Geol. 4: 73-132.

1938 Tertiary Flora from the Río Pichileufú-Argentina. Geol. Soc. Am. Spec. Paper 12 149 pp.

CABRERA, A. L.

1951 Territorios Fitogeográficos de la República Argentina. Bol. Soc. Arg. Bot. 4 (1-2): 21-65.

1971 Fitogeografía de la República Argentina. Bol. Soc. Arg. Bot. 14 (1-2): 1-42.

CARR, S., L. MILKOVITS y D. CARR

1971 Eucalyptus phytoglyphs: the microanatomical features of the epidermis in relation to taxonomy. Australian Journ. Bot. 19 (2): 173-190.

DIMITRI, M. J.

1972 La región de los bosques Andino-Patagónicos. Ed. INTA, T 10: 1-381 Buenos Aires.

DOUBINGER, J., W. REMY y H. D. GERHARDT

1964 Entwurf fur eine einheitliche diagnostische beschreibung von Kutikulen. Forstschr. Geol. Rheinld. u Westf. 12: 11-24.

EDWARDS, W. N.

1924 On the cuticular structure of the Devonian plant **Psilophyton**. Journ. Linn. Soc. 46 (310): 377-385.

ENGELHARDT, H.

1891 Über Tertiaerpflanzen von Chile. Senckenberg. Naturf. Gesell. Abh. 16: 629-692.

1905 Bemerkungen zu Chilenischen Tertiaerpflanzen. Abh. Naturwiss. Ges. isis in Dresden.

FLORIN, R.

1920 Ueber Cuticularstrukturen der Blaestter bei einigem rezenten und fossilen Coniferem. Arkiv. foer Botanik 16 (6): 1-32.

1926 Waren Eupodocarpen (Konf.) in der altertiaeren Flora Europas vertreten oder nicht? Senckebergiana 8 (2): 49-62.

1931 Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales Erster Teil: Morphologie und Epidermistruktur der assimilationsorgane bei den rezenten Koniferen K. Sv. Vet. Handl. Ser. 3, 10 (1): 1-558.

1933 Studien über die Cycadales des Mesozoicum nabst Eroerterungen über die spaltoeffnungsapparate der Bennettitales. K. Sv. Vet. Handl. Ser. 3, 12 (5): 1-134.

1934 Die spaltoeffnungsapparate von **Welwitschia mirabilis** Hook. f. Svenska Bot. Tidsk. 28: 264-289.

1940 The tertiary fossil conifers of South Chile, and their phytogeographical significance. K. Sv. Vet. Handl. 19 (2): 3-107.

1951 Evolution in Cordaitales and Conifers. Acta Horti Berg. 15 (11): 285-388.

HARRIS, T. M.

1926 The Rhaetic flora of Scoresby Sound, East Greenland. Med. Om. Greenland 68: 45-147.

1931 The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Part 1: Cryptogams (Exclusive of Lycopodiales). Med. Om. Greenland 85 (2): 1-102.

1932 a The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Part 2: Description of seed Plant "Incertae sedis" together with a discussion of certain Cycadophyte cuticles. Med. Om. Greenland 85 (3): 1-112.

1932 b The fossil flora of Scoresby Sound. East Greenland. Part 3: Caytoniales and Bennettitales. Med. Om. Greenland 85 (5): 1-133.

1935 The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Part 4: Ginkgoales, Coniferales, Lycopodiales and isolated fructifications. Med. Om. Greenland 112 (1): 1-176.

1937 The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland. Part. 5: Stratigraphic relations of the plant beds. Med. Om. Greenland 112 (2): 1-114.

1956 La cuticula de la planta fósil. Endeavour 15 (60): 210-214.

1961 The Yorkshire Jurassic Flora. I. Thallophita-Pteridophyta. Brit. Mus. Nat. History, London. 212 pp.

1964 The Yorkshire Jurassic Flora. II. Caytoniales Cycadales and Pteridosperms. Brit. Mus. Nat. History, London. 191 pp.

1969 The Yorkshire Jurassic Flora. III. Bennettitales. Brit. Mus. Nat. History, London. 186 pp.

HAUMAN, L.

1913 La forét valdivienne et ses limites. Rec. Inst. Bot. L. Errera 9: 346-408.

HERCUS. B. H.

1960 Plant cuticles as an aid to determine the diet of grazing animals. Proc. Int. Grassl. Cong. 1B: 443-447.

HOLDEN, R.

1918 On the cuticles of some Indians Conifers. Bot. Gaz. 9 (3): 215-227.

LANGDON, L. M.

1947 The comparative morphology of the Fagaceae. I. The genus Nothofagus. Bot. Gaz. 108: 350-371.

LANGERON, M.

1921 Précis de Microscopie. Masson et Cie. Paris, France. 916 pp.

MARTENS. P.

1934 Recherches sur la cuticle. III. Structure, origine et signification du relief cuticulaire. Protoplasma 20: 483-515.

MARTINEZ, A.

1968 Microthyriales (Fungi, Ascomycetes) fósiles del Cretácico inferior de la Provincia de Santa Cruz, Argentina. Ameghiniana 5: 257-263.

MENENDEZ, C. A.

1956 Flórula Jurásica del Bajo de los Baguales en Plaza Huincul, Neuquén. Acta Geol. Lilloana 1: 315-338.

1965 Sueria rectinervis n. gen. et sp. de la flora fósil de Ticó, Provincia de Santa Cruz. Ameghiniana 4: 75-83.

MENENDEZ, C. A. y M. A. CACCAVARI

1966 Estructura epidérmica de Araucaria nathorsti Dusén del Terciario de Pico Quemado, Río Negro (Argentina). Ameghiniana 4: 195-199.

METCALFE, C. R. y L. CHALK

1950 Anatomy of the Dicotyledons. Oxford Clarendon Press, England. 1500 pp.

MITCHELL. R. S.

1971 Comparative leaf structure of aquatic Polygonum species. Am. Journ. Bot. 58 (4): 342-360.

MUÑOZ, C.

1957 Botánica Agrícola. Tomo I. Ap. Clase. Ed. Universitaria. Santiago de Chile. 306 pp.

NATHORST, A. G.

1907 Die Kuticula der Blaetter von Dictyozamites Johnstrupi Nath. Paleobotanische Mitteilungen. K. Sv. Vet. Akad. Handl. 42 (5): 12-20.

1908 Uber die Untersuchung Kutinisierte fossiler Pflanzenteile. Paleobotanische Mitteilungen. K. Sv. Vet. Akad. Handl. 43 (6): 3-13.

REICHE, K.

1900 Die verbreitungsverhaeltnisse der Chilenischen Coniferen. Verhandl. deutsch. Wiss. Ver. Santiago 4: 221-232.

SINGER, R.

1963 Der Ektoproph, seine Definition, geographische Verbreitung und Bedeutung in der Forstoekologie. Mykorrhiza. Int. Mykorrhiza-Symposium, Weimar 1960.

SINGER, R. y J. H. MORELLO

1962 Ectotrophic forest tree mycorrhiza and forest communities. Ecology 41: 549-551.

SINGER, R. y H. MOSER

1965 Forest Mycology and Forest communities in South America. I. The early fall aspect of the mycoflora of the Cordillera Pelada (Chile), with a mycogeographic analysis and conclusions regarding the heterogeneity of the Valdivian Floral District. Mycopathol. et Mycol. Appl. 26 (2-3): 129-191.

THOMAS, H. H.

1912 On some methods in Paleobotany. New Phyt. 11: 109-114.

THOMPSON, W. P.

1912 The structure of the stomata of certain Cretaceous Conifers. Bot. Gaz. 54: 63-67.

TORTORELLI, L. A.

1956 Maderas y Bosques Argentinos. Ed ACME SACI, Buenos Aires, Argentina, 910 pp.

TRAVERSO, N. E.

1964 La epidermis de Ginkgo patagonica Berry, del Terciario de El Mirador. Provincia de Chubut. Ameghiniana 3: 163-168.

1966 Brachyphyllum tigrense, nueva Conifera de la Formación Baqueró, Cretácico de Santa Cruz. Ameghiniana 4: 189-194.

1968 Brachiphyllum baqueroense n. sp. Otra nueva Conifera de la Formación Baqueró Cretácico de Santa Cruz. Ameghiniana 5: 374-378.

VAN COTTHEM, W.

1970 Comparative morphological study of the stomata in the Filicopsida. Bull. Jard. Bot Nat. Belg. 40: 81-239.

VAN STEENIS, C. G. G. I.

1953 Results of the Archbold expeditions Papuan Nothofagus Journ. Arnold Arboretum 34 (4): 301-374.

1957 El área del género Nothofagus y su hallazgo reciente en Nueva Guinea y Nueva Caledonia. Rev. Univ. Católica de Santiago 42 (2) : 29-36. Traductor: G. Looser.

1971 Nothofagus, key genus of plant geography, in time and space, living and fossil, ecology and philogeny. Blumea 14 (1): 65-98.

ZEILLER, R.

1882 Observations sur quelques cuticules fosiles. Ann. d. Sc. Nat. 6a Ser. Bot. 13.